14. Dientes de gallina, dedos de caballo

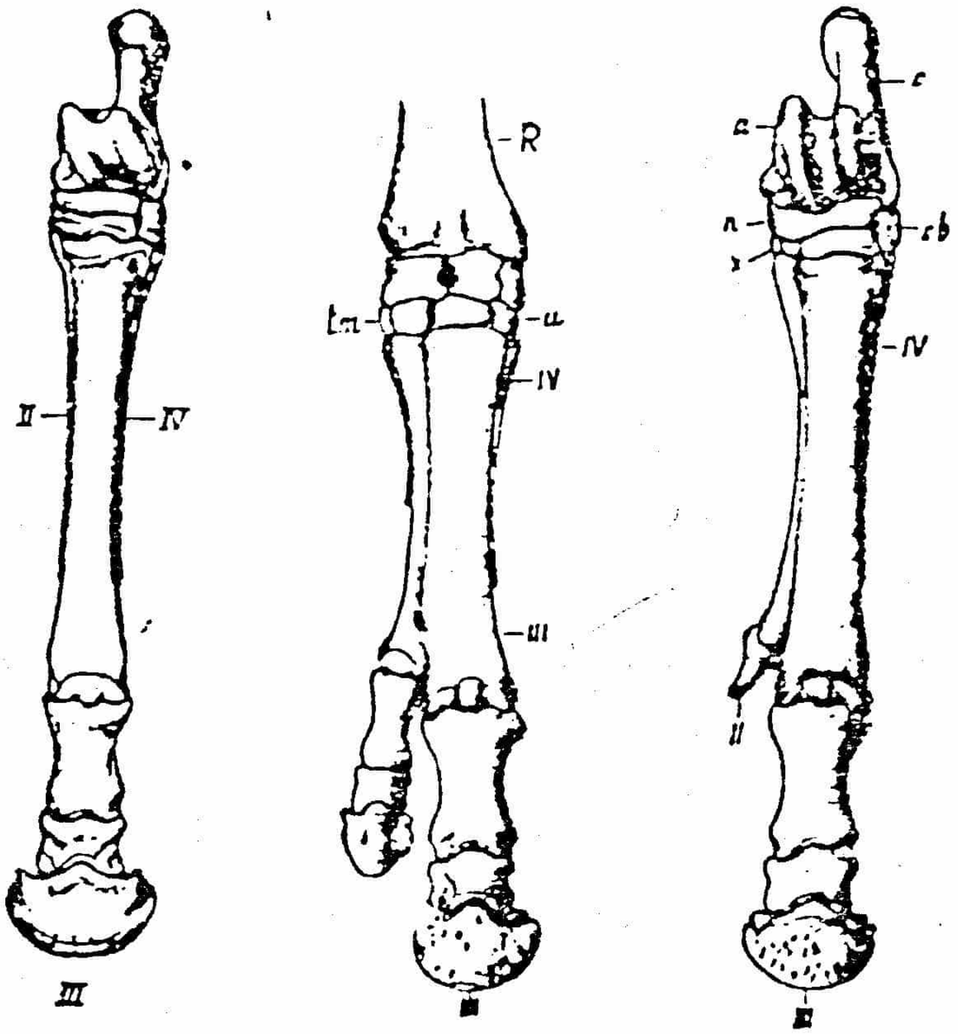
Las matrículas personalizadas para automóvil son la más reciente expresión de la vieja convicción de que los signos distintivos reflejan el estatus o, al menos, llaman la atención. Nosotros podremos construir nuestras modernas máquinas de encargo, pero la naturaleza tiene límites más estrechos. Los caballos de tamaño desusado, o de un color insólito, gozaban de un gran favor, pero Julio César se aventuró más allá de la mera acentuación de la normalidad al escoger su montura favorita. El historiador Suetonio nos cuenta que César:

> ... solía cabalgar sobre un caballo notable, cuyos pies eran casi humanos, al estar los cascos hendidos, como si fueran dedos. Había nacido en sus propios establos y, dado que los augures habían declarado que significaba que su dueño sería el señor del mundo, lo crió con grandes cuidados y fue el primero en montarlo; no toleraba ningún otro jinete.

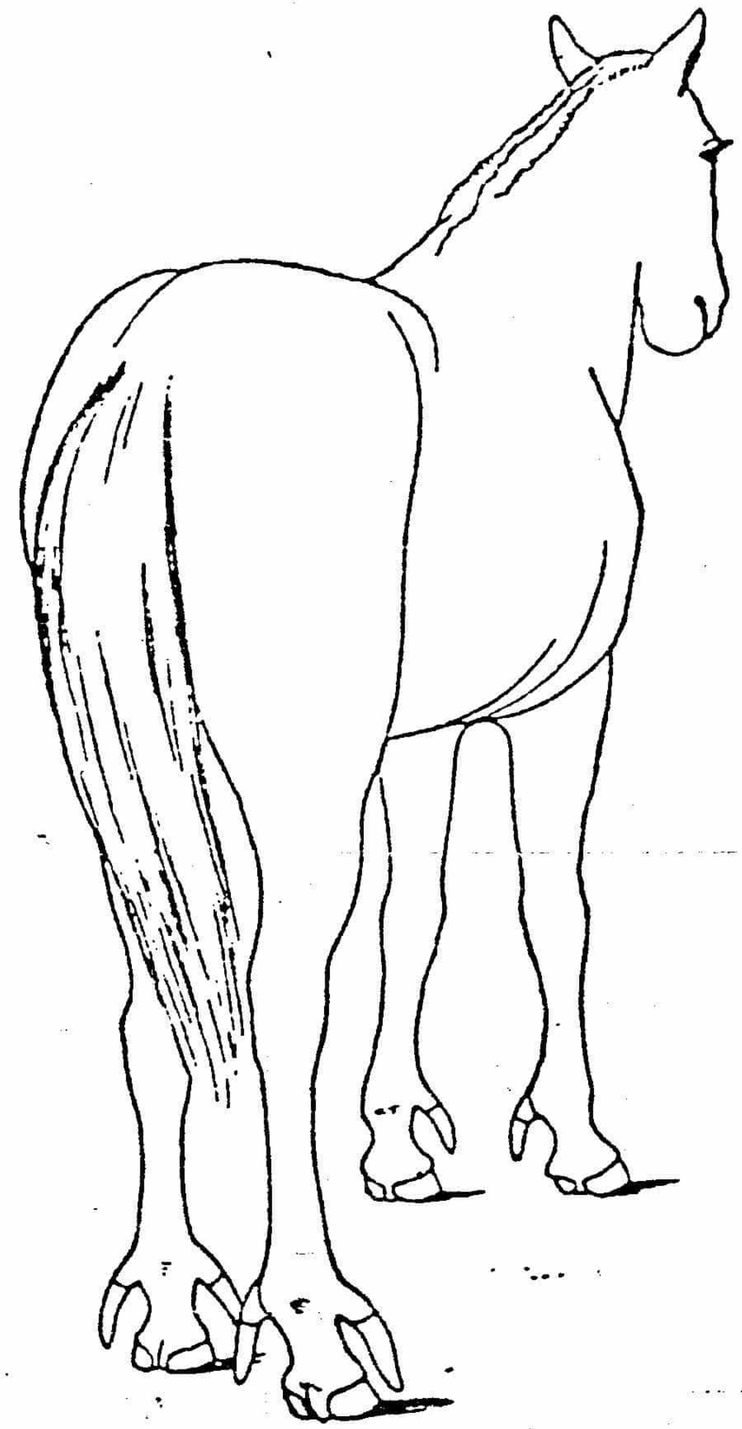
Los caballos normales representan el límite de las tendencias evolutivas hacia la reducción de los dedos. El *Hyracotherium* ancestral (popular pero incorrectamente conocido como *Eohippus*) tenía cuatro dedos en las patas delanteras y tres en las traseras, mientras que sin duda algún otro antecesor suyo debió poseer la dotación original de los mamíferos de cinco dedos por cada pata. Los caballos modernos conservan un solo

dedo, el tercero de los cinco originales. Desarrollan también vestigios de los antiguos dedos segundo y cuarto en forma de cortas astillas de hueso montad s del casco muy por encima poco visiblemente.

Los caballos anormales con dedos extra han sido admirados y estudiados desde los tiempos de César. O. C. Marsh, uno de los fundadores de la Paleontología de Vertebrados en América, se tomó un especial interés en estos animales aberrantes y publicó un largo artículo acerca de «Caballos polidáctilos recientes» en abril de 1892. Marsh tenía dos motivos para alcanzar la fama, uno de ellos de dudoso valor —sus desaforadas



Figuras de Marsh, de 1892, de caballos polidácticios. A la izquierda un caballo normal. Obsérvese los restos de los dedos laterales numerados II y IV. En medio: polidactilia por duplicación. Las espículas laterales siguen estando presentes, y el dedo extra es un tercer dígito duplicado. Derecha: Polidactilia por atavismo. El dedo extra es un dedo lateral crecido.



Dibujo de Marsh, de 1892, de un caballo polidáctilo, el «caballo cornudo de Texas».

batallas con E. D. Cope en la recolección y descripción de fósiles de vertebrados del oeste americano— y uno incontestable —su éxito al descifrar la evolución de los caballos, la primera demostración adecuada de la descendencia suministrada por el registro fósil de los vertebrados y un importante sostén en las primeras batallas de Darwin.

Marsh se sentía desconcertado y fascinado por estos caballos aberrantes con dedos de más. En la mayor parte de los casos, el dedo adicional no es más que una copia duplicada del tercer dígito funcional. Pero Marsh descubrió que muchos caballos de dos y tres dedos habían retrocedido hacia sus antecesores, desarrollando una o dos de las espículas óseas laterales convirtiéndolas en dedos funcionales (o casi funcionales) rematados por un casco. (Una monografía posterior, y particularmente exhaustiva, escrita en Alemania en 1918, llegaba a la conclusión de que alrededor de los dos tercios de los caballos que presentaban dedos de más, se habían limitado a duplicar el tercer dígito funcional, mientras que el tercio restante había resucitado un rasgo ancestral, desarrollando los restos vestigiales de su segundo o cuarto dedo en forma de dedos completos con casco.)

Estas aparentes reversiones a estados evolutivos previos son llamadas atavismos (del latín *atavuss* literalmente, tatara-tatarabuelo, o más generalmente, simplemente antecesor). La literatura biológica está llena de ejemplos del género, pero, en general, han sido tratados como anécdotas, como meras curiosidades no portadoras de mensaje evolutivo importante alguno. En todo caso, están rodeados de un aura de cierto embarazo, como si el proceso progresivo de la evolución prefiriera que no le recordaran tan palpablemente sus anteriores imperfecciones. Los sinónimos de los colegas europeos expresan este sentimiento de manera directa —«Throwback» (salto atrás) en Inglaterra, «Pas-en-arrière» (paso atrás) en Francia y «Rückschlag» (atraso) en Alemania. Cuando se les ha otorgado alguna significación general, los atavismos han sido considerados prueba de la constricción, indicadores de que el pasado de un organismo se esconde directamente debajo de su superficie actual y puede retrasar su futuro avance.

Yo sugeriría el punto de vista opuesto —que los atavismos nos dan una importante lección acerca de los resultados potenciales de pequeños cambios genéticos, y que sugieren un

enfoque nada convencional al problema de las grandes transiciones en la evolución. Desde el punto de vista tradicional, las grandes transiciones son el resultado de la suma de pequeños cambios que adoptan las poblaciones, cada vez más exquisitamente, a su entorno local. Varios evolucionistas, yo incluido, hemos empezado a sentirnos insatisfechos con esta versión de extrapolación sin sobresaltos. ¿Siempre tiene que surgir un grupo de otro, a través de una serie imperceptiblemente gradada de formas intermedias? ¿Debe la evolución proceder gen a gen, produciendo cada cambio diminuto una alteración correspondientemente pequeña en el aspecto externo? El registro fósil rara vez muestra transiciones suaves, y, a menudo, es difícil hasta imaginar una función para todos los intermedios hipotéticos entre los antecesores y sus descendientes altamente modificados.

Una prometedora solución a este dilema reconoce que ciertos tipos de pequeños cambios genéticos pueden tener grandes efectes discontinuos sobre la morfología. No podemos hacer ninguna traducción biounívoca entre la extensión del cambio genético y el grado de alteración de la forma exterior. Los genes no están ligados a porciones independientes del cuerpo, siendo responsable cada uno de ellos de la construcción de un pequeño elemento. Los sistemas genéticos están dispuestos jerárquicamente; hay controladores e interruptores maestros que, a menudo, activan grandes bloques de genes. Los cambios pequeños en la temporización de la actividad de estos controladores, se traducen con frecuencia en grandes y discontinuas alteraciones en la forma externa. Los más dramáticos son los llamados mutantes homeóticos que discutimos en el siguiente ensayo.

La amenaza actual a las versiones gradualistas tradicionales de la transición evolutiva sólo tomará cuerpo si los sistemas genéticos contienen capacidades amplias y ocultas para expresar cambios pequeños como grandes efectos. Los atavismos aportan la más sorprendente demostración de este principio que conozco. Si los sistemas genéticos fueran sacos de elementos independientes, responsable cada uno de ellos de la construcción de una sola parte del cuerpo, entonces el cambio evolutivo sólo podría producirse pieza por pieza. Pero los sistemas genéticos son productos integrados en la historia de un organismo y retienen capacidades extensivas y latentes que a menudo pueden ser liberadas por pequeños cambios. Los caballos jamás han

perdido la información genética necesaria para producir los dedos laterales, a pesar de que sus antecesores escogieron el dedo único hace ya varios millones de años. ¿Qué más cosas podría contener su sistema genético, normalmente sin expresar, pero capaces de servir, de ser activadas, como posible foco de un gran cambio evolutivo rápido? Los atavismos reflejan la enorme capacidad latente de los sistemas genéticos, y no fundamentalmente las constricciones y limitaciones impuestas por el pasado de un organismo.

Mi interés permanente en el atavismo se vio recientemente avivado por un informe acerca de algo que no tiene derecho a existir, si uno de nuestros más venerables símiles expresa la verdad literal —los dientes de gallina. El 29 de febrero de 1980 (un día de por sí bastante raro), E. J. Kollar y C. Fisher dieron noticia de una ingeniosa técnica para animar a las gallinas a revelar una sorprendente flexibilidad genética conservada desde tiempos muy remotos.

Tomaron tejido epitelial (exterior) del primer y segundo arco branquial de un embrión de pollo de cinco días y lo combinaron con mesénquima (tejido embrionario interior) de embriones de ratón, de entre dieciséis y dieciocho días, tomados de la zona donde se forman los primeros dientes molares. Ya en esta historia hay un fascinante proceso evolutivo. Las mandíbulas se desarrollaron a partir de huesos que sustentaban las branquias anteriores de peces ancestrales. Todos los embriones de vertebrado siguen desarrollando los arcos branquiales anteriores en primer lugar (como hacían los embriones ancestrales) y después los transforman, durante su desarrollo, en mandíbulas (cosa que no hacían aquellos antecesores, que conservaban las branquias delanteras durante toda su vida). Así pues, si los tejidos embrionarios de los pollos retienen alguna capacidad para la formación de dientes, el lugar para buscarla es el epitelio de los arcos branquiales anteriores.

Kollar y Fisher cogieron el tejido embrionario mezclado de ratón y pollo y lo cultivaron en lo que podría parecer un lugar extraño e improbable —las cámaras anteriores de los ojos de ratones desnudos adultos (pero, ¿en qué otra parte del cuerpo de un animal puede encontrarse un espacio abierto lleno de un líquido que no esté en circulación?). En los dientes ordinarios formados por un único animal, la capa externa de esmalte se forma a partir de tejido epitelial y la dentina y el hueso

subyacentes se forman a partir del mesénquima. Pero este último no puede formar dentina (aunque puede producir hueso) a menos que pueda interaccionar directamente con un epitelio destinado a formar esmalte. (En jerga embriológica, el epitelio es un inductor necesario, aunque sólo el mesénquima puede formar dentina.)

Cuando Kollar y Fisher trasplantaron sólo mesénquima de ratón a los ojos de sus animales experimentales no se desarrolló dentina, tan sólo huesos esponjosos —el producto normal del mesénquima al ser privado de contacto con un epitelio formador de esmalte como inductor. Pero de entre cincuenta y cinco trasplantes combinados de mesénquima de ratón y epitelio de pollo diez produjeron dentina. Por consiguiente, el epitelio de pollo sigue siendo capaz de inducir al mesénquima (y para dorar aún más la píldora, ¡de otra especie, perteneciente a otra clase de vertebrados!) a formar dentina. *Archaeopteryx*, el primer ave, poseía aún dientes, al igual que otros varios fósiles procedentes del pasado primitivo de las aves. Pero ningún ave fósil ha producido dientes en los últimos sesenta millones de años, mientras que la falta de dientes de todas las aves modernas tiene la misma categoría que las alas y las plumas como característica definitoria de la clase. No obstante, aunque el sistema no ha sido utilizado en su lugar de origen durante tal vez cien millones de generaciones, el epitelio de pollo puede aún inducir la formación de dentina si se le combina con un mesénquima apropiado (el mesénquima de pollo probablemente haya perdido la capacidad de formar dentina, de ahí la ausencia de dientes en las gallinas y la necesidad de utilizar ratones).

Kollar y Fisher descubrieron entonces algo aún más interesante. ¡En cuatro de sus trasplantes se habían desarrollado dientes completos! El epitelio de pollo no sólo había inducido al mesénquima a formar dentina; también había sido capaz de generar proteínas matrices del esmalte. (La dentina debe ser inducida por el epitelio, pero este epitelio no puede diferenciarse en esmalte a menos que él, a su vez, pueda interaccionar con la propia dentina que ha inducido. Dado que el mesénquima de pollo no puede formar dentina, el epitelio de pollo jamás tiene oportunidad de mostrar su persistencia en la naturaleza.)

Un punto final me dejó aún más estupefacto. Kollar y Fisher dicen esto acerca de su mejor diente: «La totalidad de la estructura del diente estaba bien formada, con un desarrollo

de la raíz en la relación adecuada con el desarrollo de la corona, pero ésta no tenía la típica morfología del primer molar, ya que carecía del esquema de cúspides habitualmente presente en los trasplantes intraoculares de rudimentos de primeros molares.» En otras palabras, el diente parece normal, pero no tiene la forma de un molar de ratón. La extraña forma puede, por supuesto, no ser más que el resultado de la peculiar interacción de dos sistemas que jamás se hubieran unido en la naturaleza. Pero es posible que estemos viendo, en parte, la forma real de un diente de ave latente —la estructura potencial codificada en el epitelio de pollo durante sesenta millones de años; pero no expresada por ausencia de la dentina necesaria para inducirla.

El trabajo de Kollar y Fisher me recordó otro experimento relacionado con el extremo opuesto de un pollo, una famosa historia habitualmente mal recogida por los biólogos evolucionistas (en una ocasión, vergüenza me da confesarlo, yo mismo lo hice), como pude descubrir al seguirle la pista hasta su fuente original. En 1959, el embriólogo francés Armand Hampé informó acerca de algunos experimentos realizados sobre el desarrollo de los huesos de la pata en los embriones de pollo. En los reptiles ancestrales, la tibia y la fíbula, los huesos que hay entre la rodilla y el tobillo, son de igual longitud; la región del tobillo, inmediatamente debajo, incluye una serie de pequeños huesos. En el *Archaeopteryx*, la tibia y la fíbula siguen siendo de igual longitud, pero los huesos del tobillo han quedado reducidos a dos, uno de ellos articulado con la tibia y el otro con la fíbula. En la mayor parte de las aves modernas, no obstante, la fíbula ha quedado reducida a un vestigio. Nunca llega a la región del tobillo, mientras que los dos huesos de éste se ven «envueltos» por la tibia en rápido crecimiento y se fusionan con ella. Así, las aves modernas desarrollan una única estructura (la tibia con los huesos del tobillo fusionados a ella y la fíbula rudimentaria a su costado), que se articula con los huesos del pie.

Hampé razonaba que la fíbula probablemente conservara su capacidad de alcanzar la longitud total original, pero que la competencia por el material disponible frente a la tibia de rápido crecimiento tal vez la privara de toda oportunidad de expresar su potencial. Realizó, por tanto, tres tipos de experimentos, todos ellos dirigidos a darle a la fíbula algún alivio de la presión de su imperialista, y habitualmente victorioso, hueso

vecino. En todos los casos, la fíbula alcanzó su longitud primitiva, igual a la de la tibia, llegando hasta la región del tobillo. En el primer experimento, Hampé se limitó a trasplantar más tejido embrionario a la región de los huesos en crecimiento. La tibia alcanzaba su longitud característica, pero la zona disponía ahora de suficiente material «remanente» para la fíbula. En el segundo experimento alteró la dirección de crecimiento de la tibia y la fíbula, de modo que los dos huesos no estuvieran en contacto íntimo. En el tercero insertó una placa de mica entre los dos huesos; la tibia en desarrollo no podía ya «echar mano» del material de su vecino menos vigoroso y la fíbula alcanzaba toda su longitud.

Así, Hampé redujo una relación ancestral entre dos huesos por medio de una serie de manipulaciones simples. Y esta alteración engendró una consecuencia aún más interesante. En los pollos normales, la fíbula comienza su crecimiento en contacto con uno de los pequeños huesos del tobillo, pero al crecer y predominar la tibia este contacto se rompe alrededor del quinto día de desarrollo. La fíbula se retira entonces para formar su espina, mientras la tibia en expansión rodea los dos huesos del tobillo para formar una única estructura. En un caso, durante las manipulaciones de Hampé, los dos huesos del tobillo permanecieron separados y no se fusionaron ni con la tibia ni con la fíbula (mientras que los dos huesos del tobillo se fusionaron con la tibia, como de costumbre, en la otra pata del mismo embrión —un control al que se permitía crecer normalmente). En estas aves, la simple manipulación de Hampé no sólo produjo el resultado pretendido (expresión de una relación ancestral en los huesos de la pata); también evocó el esquema ancestral de los huesos del tobillo.

Hampé logró producir estos impresionantes atavismos por manipulaciones simples que vienen a equivaler a cambios menores, cuantitativos, en la temporización del desarrollo o el emplazamiento del tejido embrionario. El añadir más tejido no sólo construye una parte de mayor tamaño con las mismas proporciones; lleva al crecimiento diferencial de un hueso (la fíbula) y a un cambio en la disposición de la totalidad del área del tobillo (dos huesos del tobillo, articulándose por separado con la tibia y la fíbula en algunos casos, en lugar de una única tibia con los dos huesos del tobillo fusionados a ella).

Los esquemas de desarrollo del pasado de un organismo persisten en forma latente. Los pollos no desarrollan ya dientes porque su propio mesénquima no forma dentina, a pesar de que su epitelio sigue produciendo esmalte y puede inducir también la formación de dentina en otros animales. Los pollos no desarrollan ya huesos separados en el tobillo porque su fíbula no se mantiene al ritmo de la tibia durante el crecimiento, pero los huesos del tobillo desarrollan y retienen su identidad cuando se induce a las fíbulas a alcanzar su longitud ancestral. El pasado de un organismo no sólo restringe su futuro; también aporta [illegible] una enorme reserva de potencial para el cambio morfológico rápido basado en pequeñas alteraciones genéticas.

Charles Darwin construyó su teoría en forma de proceso en dos etapas: variación para suministrar materia prima y selección natural para impartir direcciones. A menudo (e incorrectamente) se afirma que no dijo gran cosa acerca de la variación, al estar profundamente avergonzado por su ignorancia acerca del mecanismo de la herencia. Mucha gente cree que se limitó a considerar la variación como una especie de «punto negro», algo que debía ser asumido, mencionado de pasada, y después olvidado. Después de todo, si siempre hay suficiente variación para que la selección natural pueda utilizarla, ¿por qué preocuparse acerca de su naturaleza y sus causas?

Por el contrario, Darwin estaba obsesionado con la variación. Sus libros, considerados en conjunto, dedican mucha mayor atención a la variación que a la selección natural, dado que sabía que no podría construirse una teoría satisfactoria de los grandes cambios evolutivos hasta que se hubieran dilucidado las causas de la variación y las reglas empíricas de su forma y cantidad. Su libro más largo está dedicado, por entero, a problemas de variación —la obra en dos volúmenes *Variation of Animals and the Plants under Domestication* (1868). Darwin opinaba que el atavismo era la clave de muchos misterios de la variación, y le dedicó todo un capítulo, concluyendo (como lo hago yo) con estas palabras:

> El germen fertilizado de uno de los animales superiores... tal vez sea el objeto más maravilloso de la naturaleza... En la doctrina de la reversión (atavismo)... el germen se convierte en un objeto aún más maravilloso, ya

> que, además de los cambios visibles que experimenta, debemos creer que está repleto de invisibles caracteres... separados por cientos e incluso miles de generaciones del tiempo presente: y esos caracteres, como aquellos escritos sobre el papel con tinta invisible, yacen listos para ser desarrollados, siempre que la organización se vea alterada por ciertas condiciones conocidas o desconocidas.